Z. Säugetierkunde 54 (1989) 337–346
© 1989 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468

Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952

Von G. Storch und O. Lütt

Eingang des Ms. 10. 4. 1989

Abstract

Species status of Apodemus alpicola Heinrich, 1952

Apodemus alpicola Heinrich, 1952, originally described as a high-altitude subspecies of *A. flavicollis,* represents a morphologically well defined species. In the northern Alps (Kleinwalsertal and Montafon, Vorarlberg, Austria), *A. alpicola, A. sylvaticus,* and *A. flavicollis* occur syntopically. Obviously, *A. alpicola* is restricted to northwestern parts of the Alps. Diagnostic of *alpicola* is a complex of functionally unrelated features, i.e. coloration, skull proportions, body proportions, and molar cusp morphology. The conspicuous tail length, the elongate facial skull region, and the reduced cusp t9 on M2/ are autapomorphic features in which *alpicola* looks more specialized than *sylvaticus* and *flavicollis.*

Einleitung

In Mitteleuropa kommen nach bisheriger Kenntnis drei Waldmausarten der Untergattung *Sylvaemus* vor: *Apodemus (S.) sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Waldmaus, *A. (S.) flavicollis* (Melchior, 1834) – Gelbhalsmaus und *A. (S.) microps* Kratochvíl und Rosicky, 1952 – Zwergwaldmaus. Die westliche Verbreitungsgrenze von *microps* verläuft etwa entlang der Linie Breslau, Olmütz und Znaim in Mähren, Stockerau und Steinfeld in Niederösterreich und dem Neusiedlerseegebiet (Steiner 1978, Abb. 71). Die beiden anderen Arten besitzen in Zentraleuropa ein ausgedehntes gemeinsames Areal, das auch den Alpenraum einschließt (Niethammer 1978a, Abb. 68; 1978b, Abb. 69).

Die Zwergwaldmaus ist schon äußerlich an der grauen Färbung, den kurzen Hinterfüßen und Ohren und den kleinen Augen leicht zu erkennen, und sie unterscheidet sich auch durch kleinere Schädelmaße (z. B. der oberen Molarenreihe und den Foramina incisiva) von *sylvaticus* und *flavicollis.* Wald- und Gelbhalsmaus sind einander in Größe und Aussehen sehr ähnlich. In ihrem gemeinsamen Areal finden sich zudem intraspezifische Merkmalsänderungen, die klinal von Nord nach Süd konvergieren. Das führt dazu, daß sich die beiden Arten in den südlichsten Gebieten in Färbung und Größe sehr stark annähern können und nicht alle Individuen zuzuordnen sind. Eine verschiedentlich unterstellte zwischenartliche Bastardierung ist jedoch für das gesamte sympatrische Areal unbewiesen (Niethammer 1969). Am Monte Gargano, Italien, sind beide Arten kaum mehr nach der Kehlzeichnung und gar nicht nach der Größe unterscheidbar, es bestehen jedoch die gleichen Proteinunterschiede wie bei Tieren aus Deutschland (Gemmeke und Niethammer 1981). Hier ist also tatsächlich nachgewiesen, daß Wald- und Gelbhalsmaus auch dort gute Arten sind, wo morphologisch keine zuverlässige Unterscheidung mehr möglich ist.

In den nördlicheren Gebieten sind die Tiere in der Regel sicher zu bestimmen, soweit nicht typologisch an einem Einzelmerkmal festgehalten wird, sondern diagnostische Merkmalskombinationen herangezogen werden. Lediglich Populationen aus den Nordalpen scheinen nicht recht in dieses Bild zu passen. Die Trennung von Wald- und Gelbhalsmäusen gelang an Material aus Vorarlberg – im Gegensatz etwa zu ostösterreichischem – nicht oder nur ganz unbefriedigend (Bauer et al. 1967). Bei der Gelbhalsmaus scheinen in Europa Stufen in der geographischen Merkmalsprogression zu fehlen, oder sie ließen sich

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/89/5406-0337 $ 02.50/0

zumindest bislang nicht nachweisen (Niethammer 1978a). Als Ausnahme sind nur Populationen der Unterart *A. f. alpicola* Heinrich, 1952 in den Nordalpen deutlich aus dieser klinalen innerartlichen Variation herausgehoben. *A. f. alpicola* unterscheidet sich in auffälliger Weise in den Proportionen des Gesichtsschädels von den angrenzenden Populationen der Nominatrasse *A. f. flavicollis* und gleichermaßen auch von *A. sylvaticus* (Reinwaldt 1955). Die Bauchfärbung von *A. f. alpicola* ist – ähnlich wie bei *A. sylvaticus* – grauweiß meliert und nicht leuchtend-weiß wie bei *A. f. flavicollis.* Allein diese Beobachtungen fordern zu einer Überprüfung des taxonomischen Ranges von *alpicola* auf.

Hinzu kommt aber noch das angenommene Verbreitungsmuster der beiden Gelbhalsmaus-Unterarten *alpicola* und *flavicollis.* Danach kommen beide sympatrisch vor und schließen einander nur in vertikaler Richtung aus. *A. f. alpicola* soll oberhalb, *A. f. flavicollis* unterhalb der 1000-m-Grenze leben (Heinrich 1951). Ein derartiger Sachverhalt scheint von vornherein ausgeschlossen. Es müßten sich nicht nur die Präferenzbiotope beider Unterarten extrem unterscheiden, sie müßten sogar in ökologisch und räumlich geschiedenen Lebensräumen beheimatet sein, um unvermischt bestehen zu können. Hierzu bietet aber weder die Vegetation noch die Geomorphologie der Nordalpen genügende Voraussetzungen. Auch ist zu erwarten, daß gerade bei der in Mitteleuropa stenöken Gelbhalsmaus eine ökologische Trennung von Unterarten nur höchst unscharf sein kann.

Es gilt daher die Alternative zu überprüfen, ob *alpicola* nicht eine eigene Art repräsentiert, d. h. ob in den Nordalpen nicht nur zwei sondern drei Waldmausarten vorkommen. Um an Sammlungsmaterial reproduktive Artschranken nachzuweisen, sollte nicht nur sympatrisches sondern syntopisches Vorkommen bei guter morphologischer Trennbarkeit der betreffenden Taxa belegt werden. Unter diesen Gesichtspunkten wurden unsere Sammelorte ausgewählt. Bei der Auswertung des Materials wurden nach Möglichkeit solche Merkmale herangezogen, die nicht miteinander funktionell korreliert sind (Färbung, Schädelproportionen, Molarenmorphologie, Größe) und somit als Merkmalskomplexe artdiagnostisch sein dürften.

Bisherige Angaben über *alpicola*

Heinrich (1951) beschrieb *A. f. alpinus* anhand von Material von der Typuslokalität Osterachtal (1100 m) im Allgäu sowie aus dem Berchtesgadener Land und der Steiermark. Später (Heinrich 1952) ersetzte er *alpinus* (präokkupiert durch *Mus sylvaticus alpinus* Burg, 1921) durch *alpicola.* Als wesentliche Unterart-Merkmale stellte er die auffallende Schwanzlänge, die dunkelgrau melierte Bauchfärbung und die verwaschene, häufig zu einem Längsstrich ausgezogene Kehlzeichnung heraus. Er bezog *alpicola* trotz der abweichenden Färbung aufgrund der großen Hinterfuß- und Schädellängen auf die Gelbhalsmaus und führte den deutschen Namen „Alpenwaldmaus“ ein.

Reinwaldt (1955) verglich Schädel der Typenserie mit solchen von *A. f. flavicollis* und *A. sylvaticus* aus Deutschland und Schweden. Er fand in der relativ größeren Diastema-Länge von *alpicola* einen deutlichen größenunabhängigen Formunterschied.

Bauer et al. (1967) stellten bei der Mehrzahl von Gelbhalsmäusen aus dem Montafon/Vorarlberg die Merkmale von *alpicola* fest, in anderen Vorarlberger Proben konstatierten sie unterschiedliche Merkmalskombinationen.

Von Lehmann und Knecht (1970) konnten in Liechtenstein in 1500 m Höhe die Alpenwaldmaus und in sich anschließenden tieferen Lagen typische Gelbhals- und Waldmäuse nachweisen. Unterseits „nicht ganz so weiß“ wie typische *A. f. flavicollis* gefärbte Tiere aus 1400 m wurden als Übergangsformen der beiden Vertikalrassen *alpicola* und *flavicollis* gedeutet.

Von Lehmann (1973) fand weitgehende Übereinstimmung von Ostschweizer Tieren aus Höhenlagen über 1000 m (Unterengadin, Münstertal) mit *alpicola*-Paratypen aus dem Osterachtal. Er unterschied sie wegen ihrer etwas helleren Bauchfärbung und etwas geringeren Schwanzlänge als *A. f. alpinus* Burg, 1921 von *alpicola.* Eine kleine Probe aus dem Bergell teilte er in *A. f. flavicollis* (Sammelorte in 700–900 m) und *A. f. alpinus* (aus 1000–1200 m) auf. *Mus sylvaticus alpinus* Burg, 1921 ist u. E. ein nomen nudum und nicht verfügbar.

Niethammer (1978a) wies deutlich auf die Sonderstellung von *A. f. alpicola* im Kontext der Unterartgliederung der Gelbhalsmaus in Europa hin.

Ergebnisse

Syntopisches Vorkommen von Alpenwaldmaus, Gelbhalsmaus und Waldmaus

Die Sammelorte wurden so ausgewählt, daß ihre geographische Lage zwischen Terra typica im Osterachtal und späteren Fundpunkten von *alpicola* (Liechtenstein, Vorarlberg, Ostschweiz) vermittelt und ihre Höhenlage keines der fraglichen Taxa Alpenwaldmaus, Gelbhalsmaus und Waldmaus ausschließen sollte. Es handelt sich einmal um das Kleine Walsertal (Vorarlberg, Österreich), wo entlang der Breitach in 1120–1160 m NN auf einer Strecke von etwa 2,5 km sowie am Bärguntbach um 1290 m NN auf etwa 1 km Länge gesammelt wurde, und zum anderen um Silbertal/Montafon (Vorarlberg, Österreich), wo die Sammelpunkte entlang der Litz in 890–990 m NN über eine Strecke von 1,5 km verteilt waren. Lebensraum war jeweils Wald mit steilen Hanglagen, der teilweise dichten feuchten Unterwuchs aufwies und von Lichtungen und Wiesen unterbrochen war.

Ziel der Feldarbeit war der Nachweis aller drei Taxa unmittelbar nebeneinander, was sowohl im Walsertal wie auch in Silbertal gelang. Sie leben somit sympatrisch und – entscheidend zur Bestätigung des Artstatus von *alpicola* – erwartungsgemäß auch syntopisch! Die drei Arten konnten auf wenigen Quadratmetern nebeneinander gesammelt werden. Unterschiedliche ökologische Präferenzen drückten sich nur insoweit aus als *sylvaticus* offenere Bereiche und Waldrand, *flavicollis* aber unterwuchsarmen Hochwald bevorzugte; *alpicola* war vorherrschend an lichteren Stellen mit reichlich niederer Pflanzendeckung, die eher feucht waren und oft ein starkes Bodenrelief aufwiesen. Die Sammeltermine waren so verteilt, daß syntopisches Vorkommen auch während der sommerlichen Reproduktionsphasen belegt ist.

Auswahl des Untersuchungsmaterials

In der Auswertung wurden die Materialproben von beiden Lokalitäten zunächst gesondert behandelt. Es sollte damit vermieden werden, daß geographische oder lokale Merkmalsänderungen die Trennbarkeit beeinflussen. Wie sich zeigte, können in der Darstellung der Ergebnisse beide Proben jedoch zusammengefaßt werden. Von beiden Fundorten liegen insgesamt 117 Tiere der Altersklassen 2–6 (nach Steiner 1968) vor (Senckenberg-Museum Frankfurt, SMF 59803-5, 59807-8, 59947-53, 61308-18, 61320-34, 61336, 61338-43, 61345-50, 68670-87, 68689-90, 68695, 68698-701, 68717, 70788-98, 70800, 70803-8, 73379-90, 73393-400, 73402-3). Davon wurden 48 als *alpicola* (Silbertal 34/Walsertal 14), 23 als *flavicollis* (8/15) und 46 als *sylvaticus* (6/40) bestimmt. Es ist nicht Ziel dieser Arbeit, das Verbreitungsgebiet von *alpicola* anhand von verfügbaren Sammlungsunterlagen zu kartieren. Als zusätzliche Belege wurden lediglich 6 Paratypen aus dem Osterachtal (Museum Alexander Koenig, Bonn, ZFMK 49.20-49.25; vgl. Hutterer 1984) aufgenommen.

Die Altersgrenze des berücksichtigten Materials wurde bewußt sehr tief angesetzt. Ausgeschlossen sind nur juvenile Exemplare der Altersklassen 1 bis „fast 2", die teilweise noch im Jugendkleid sind. Aufsammlungen enthalten gewöhnlich einen großen Anteil heranwachsender Tiere, und sie können sich saisonal bedingt fast ausschließlich aus solchen zusammensetzen. Nach Möglichkeit sollten auch dafür Trennmöglichkeiten anhand von früh ausgeprägten oder altersunabhängigen Merkmalen gefunden werden.

Artunterschiede

Fellfärbung

Es bestätigt sich das von Heinrich (1951) dargestellte Bild. *A. alpicola* besitzt eine grauweiße (= dunkelgrau melierte) Unterseite, die bei 13 Exemplaren hellbräunlich ange-

flogen ist. Die gelbliche Kehlzeichnung ist immer längsgestreckt, und ihr Umriß ist gewöhnlich verwaschen. In 80 % der Tiere ist sie auf Hals und Brust beschränkt, bei den übrigen führt der Längsstrich bis auf den Bauch. 5 Tiere zeigen ein mehr oder weniger geschlossenes Halsband, das sich aber anders als bei *flavicollis* in einen Längsstrich fortsetzt.

A. sylvaticus hat ganz ähnlich *alpicola* eine grauweiße Ventralseite, die bei 4 Exemplaren braungelb überflogen ist. Die Kehlzeichnung ist gewöhnlich schwächer ausgeprägt als bei *alpicola*: Sie fehlt in 10 % der Tiere völlig, in 50 % ist ein Kehlfleck angedeutet, und in je 20 % ist ein schwacher bzw. betonterer Längsstrich über die Brustmitte vorhanden.

Die Unterseite von *A. flavicollis* ist weiß, bei einigen Tieren mit einem grauen Unterton. Die scharf umgrenzte Kehlzeichnung bildet in 80 % der Exemplare ein durchgehendes Halsband, bei den übrigen ist das Halsband beiderseits – in einem Fall sehr breit – unterbrochen.

Typisch gefärbte *A. alpicola* sind im Gelände gut zu erkennen. Bei abgeschwächter Kehlzeichnung können sie *sylvaticus*-ähnlich wirken. Sie können dann aber anhand ihrer langen Schwänze und Hinterfüße (s. u.) identifiziert werden.

Körpermaße

A. alpicola ist sehr langschwänzig. Die absoluten und relativen Werte der Schwanzlänge erreichen höhere Maxima und Mittel als bei *flavicollis* (Schwanzlänge von *alpicola* Maximum = 142 % und Mittel = 122 % der Kopfrumpflänge, bei *flavicollis* Maximum = 130 %, Mittel = 112 %). *A. sylvaticus* ist kürzerschwänzig als beide (Tab. 1–2).

Ein Vergleich der stark altersabhängigen Kopfrumpflängen ist im Hinblick auf die Altersstruktur der Materialproben kaum sinnvoll. Stichproben erwachsener Tiere (Tab. 2) deuten an, daß Alpenwaldmaus und Gelbhalsmaus etwa gleiche Körpergröße erreichen und die Waldmaus ein wenig kleiner bleibt.

Aussagekräftiger ist die Hinterfußlänge. Sie erreicht zu einem frühen Lebensalter das Endmaß und setzt daher keine so strikte Altersaufgliederung und die damit verbundene Reduzierung des Materials voraus. Alpenwaldmaus und Gelbhalsmaus haben lange Hinterfüße, ihre Maße variieren ungefähr in den gleichen Grenzen (Tab. 1–2). Die Waldmauspopulationen des Untersuchungsgebiets besitzen relativ große Hinterfußlängen, so daß ein Überschneidungsbereich mit *alpicola* und *flavicollis* um 24 mm herum besteht. Im Gelände fällt *alpicola* als sehr langschwänzig auf, und die großen Hinterfüße unterscheiden die Art meistens von *sylvaticus*.

Schädelmaße

Die Schädel von Alpenwaldmaus und Gelbhalsmaus erreichen ausgewachsen etwa die gleiche Länge, Waldmausschädel bleiben kleiner (Tab. 1–2). Das Condylobasalmaß drückt diese Gesamtlängen aus, kaschiert aber zwangsläufig Proportionsunterschiede.

A. alpicola unterscheidet sich sowohl von *flavicollis* als auch von *sylvaticus* durch Formunterschiede, die nicht allometrisch bedingt sind und somit als Artkriterien dienen. Der Gesichtsschädel von *alpicola* ist in auffälliger Weise gestreckt (Abb. 1–3) und der Hirnschädel dementsprechend relativ kürzer als bei den beiden anderen Arten (vgl. Reinwaldt 1955). Das Diastemamaß als Ausdruck der Facialschädellänge erreicht schon bei jugendlichen Alpenwaldmäusen die Werte adulter Gelbhalsmäuse, die wesentlich größere Condylobasallängen besitzen. Die *alpicola*-Proben zeigen also weit höhere Maximal- und Mittelwerte der Diastemalänge als die *flavicollis*-Proben (Abb. 4), obwohl Endmaß und offensichtlich auch Wachstum der Schädellängen übereinstimmen. *A. sylvaticus* schließt sich in den Proportionen des Gesichtsschädels *flavicollis* an (Abb. 1–3, Tab. 1–2). Die absoluten Diastemamaße sind deutlich kleiner als bei *alpicola*, wenn übereinstimmende Altersgruppen miteinander verglichen werden. Aber selbst in den altersmäßig nicht

Tabelle 1. **Körper-, Schädel- und Zahnmaße syntopischer *Apodemus*-Arten aus Silbertal (S) und Kleinwalsertal (W), Vorarlberg, Österreich. Die Streubereiche schließen Tiere der Altersklassen 2–6 ein**

Maß	n/	*flavicollis*	n/	*alpicola*	n/	*sylvaticus*	Fundort
Kr	8/	82–101	34/	81–108	6/	80–97	S
	15/	90–116	14/	84–96	40/	77–104	W
Schw	8/	100–117	33/	99–127	6/	83–99	S
	14/	97–122	13/	103–131	36/	80–104	W
Hf	8/	24.5–25.5	34/	23.5–26.0	6/	23.0–24.0	S
	15/	24.0–26.0	14/	24.0–26.5	40/	21.0–24.5	W
Cbl	8/	23.3–26.1	29/	22.8–26.5	6/	21.8–23.1	S
	11/	23.4–26.2	12/	23.6–25.1	34/	21.0–24.4	W
oZr	8/	4.2–4.50	34/	3.70–4.15	6/	3.6–3.8	S
	14/	4.0–4.45	13/	3.85–4.20	39/	3.4–3.8	W
Dia	8/	6.85–7.45	33/	7.0–8.5	6/	6.25–6.55	S
	15/	6.55–7.75	14/	7.0–8.2	40/	5.85–7.10	W
Fori	8/	4.95–5.50	33/	4.80–6.15	6/	5.05–5.40	S
	15/	4.75–5.55	14/	5.20–6.25	40/	4.75–5.90	W
ID	8/	1.24–1.50	33/	1.16–1.50	6/	1.12–1.26	S
	15/	1.24–1.56	14/	1.20–1.40	39/	1.08–1.36	W
M1/L	8/	2.12–2.32	34/	1.80–2.04	6/	1.76–1.88	S
B		1.32–1.40		1.20–1.40		1.12–1.20	
L	14/	1.96–2.12	14/	1.88–2.16	40/	1.68–2.00	W
B		1.28–1.40		1.20–1.40		1.12–1.28	
M2/L	8/	1.40–1.52	34/	1.20–1.40	6/	1.16–1.28	S
B		1.28–1.36		1.12–1.32		1.08–1.16	
L	14/	1.28–1.48	14/	1.28–1.40	40/	1.12–1.28	W
B		1.20–1.32		1.12–1.40		1.08–1.24	
M3/L	8/	0.98–1.00	34/	0.80–1.04	6/	0.72–0.84	S
B		0.96–1.06		0.84–1.00		0.76–0.88	
L	14/	0.88–1.08	14/	0.88–1.00	40/	0.56–0.88	W
B		0.88–1.00		0.88–1.04		0.68–0.92	

KR = Kopfrumpflänge, Schw = Schwanzlänge, Hf = Hinterfußlänge, Cbl = Condylobasallänge, oZr = obere Zahnreihenlänge, Dia = Diastemalänge, Fori = Länge der Foramina incisiva, ID = Incisivendicke, M1/ ... = erster ... oberer Molar, L = Länge, B = Breite

gegliederten Materialproben mit einem hohen Anteil heranwachsender Tiere überschneiden sich die Diastemalängen von *sylvaticus* und *alpicola* nur geringfügig (Abb. 4).

Die Länge der oberen Molarenreihe erreicht früh im Individualleben ihren Endwert und eignet sich daher ganz besonders zur Bestimmung. Die Zahnreihenlängen (Meßstrecke nach Niethammer 1969, Abb. 1) der syntopischen Populationen ordnen sich in der Reihenfolge *sylvaticus* < *alpicola* < *flavicollis* an. Die Mittelwerte der Proben sind durch gleiche Abstände voneinander getrennt (Mittelwert für *sylvaticus* = 3,63, *alpicola* = 3,93 und *flavicollis* = 4,25 mm), und die Überschneidungen der absoluten Maße von *alpicola* mit *sylvaticus* im unteren und mit *flavicollis* im oberen Streubereich sind nicht sehr bedeutend (Abb. 4, Tab. 1–2). Der oberen Zahnreihenlänge von *alpicola* kommt gegenüber *flavicollis* taxonomischer Eigenwert zu, denn sie repräsentiert – auf die Condylobasallänge bezogen – einen größenunabhängigen Proportionsunterschied.

Die Dicke der oberen Incisiven (Meßstrecke s. Abb. 5) verhält sich bei den drei Arten grundsätzlich wie die Zahnreihenlänge, nur ist sie stärker altersabhängig. Im Streudiagramm (Abb. 4) ist die Summe von oberer Zahnreihenlänge und Incisivendicke der Diastemalänge gegenübergestellt (die drei Arten waren zunächste nach anderen Merkmalen

Tabelle 2. **Einzelmaße von Stichproben adulter Tiere aus dem Material der Tab. 1. – Ak = Altersklasse (nach Steiner 1968)**

	Ak	Sex	Kr	Schw	Hf	Cbl	oZr	Dia	Fori	ID	M1/L	B	M2/L	B	M3/L	B	Fundort
alpicola																	
ZFMK 49.22	4–5	m	98	120	24.0	26.4	3.80	8.45	6.20	1.34	1.80	1.28	1.24	1.24	0.92	1.00	O.
ZFMK 49.25	3–4	m	100	120	25.0	25.9	3.90	8.40	5.90	1.32	1.69	1.28	1.28	1.24	0.84	0.92	O.
SMF 68 674	5	w	105	120	25.0	25.2	3.85	8.15	5.05	1.40	1.84	1.28	1.24	1.20	0.96	0.96	S.
SMF 68 683	5	w	97	115	24.0	25.0	3.95	7.90	5.00	1.42	1.80	1.28	1.20	1.28	1.00	0.96	S.
SMF 73 388	5	m	98	124	25.0	25.5	3.95	8.30	5.85	1.40	1.92	1.24	1.24	1.20	0.92	0.88	S.
SMF 73 389	5	w	95	127	25.0	25.3	3.90	8.25	5.00	1.34	1.88	1.28	1.28	1.28	0.96	1.00	S.
SMF 73 400	5	w	99	123	25.0	25.4	3.75	8.10	5.95	1.36	1.80	1.20	1.24	1.16	0.88	0.96	S.
flavicollis																	
SMF 73 393	5	w	90	101	25.0	25.1	4.45	7.15	5.00	1.48	2.28	1.40	1.40	1.36	1.00	1.06	S.
SMF 61 328	4	m	97	117	25.5	25.7	4.10	7.50	5.55	1.42	2.00	1.36	1.40	1.28	1.00	0.96	W.
SMF 61 339	4	m	106	115	26.0	25.1	4.30	6.95	5.15	1.32	2.08	1.32	1.44	1.24	0.92	1.00	W.
SMF 70 798	4–5	w	109	117	26.0	26.2	4.45	7.30	5.45	1.52	2.12	1.36	1.48	1.32	1.08	1.00	W.
SMF 70 800	5	w	97	122	25.0	25.3	4.10	7.10	5.15	1.56	2.00	1.28	1.32	1.24	1.00	0.88	W.
sylvaticus																	
SMF 68 682	4	w	97	99	24.0	23.1	3.65	6.55	5.10	1.26	1.76	1.16	1.24	1.12	0.80	0.80	S.
SMF 59 952	4	m	93	96	22.5	23.0	3.55	6.60	5.50	1.20	1.76	1.20	1.20	1.12	0.72	0.72	W.
SMF 61 308	4–5	w	100	100	24.5	24.2	3.60	7.10	5.50	1.36	1.80	1.16	1.20	1.12	0.64	0.68	W.
SMF 61 341	5	m	94	98	24.5	23.2	3.55	6.60	5.45	1.28	1.68	1.20	1.16	1.12	0.72	0.68	W.
SMF 61 342	4	m	94	101	23.5	23.6	3.75	6.85	5.85	1.24	1.92	1.24	1.16	1.20	0.88	0.76	W.

ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, SMF = Senckenberg-Museum, Frankfurt, O = Osterachtal im Allgäu, BRD (Paratypen); die übrigen Abkürzungen wie Tab. 1.

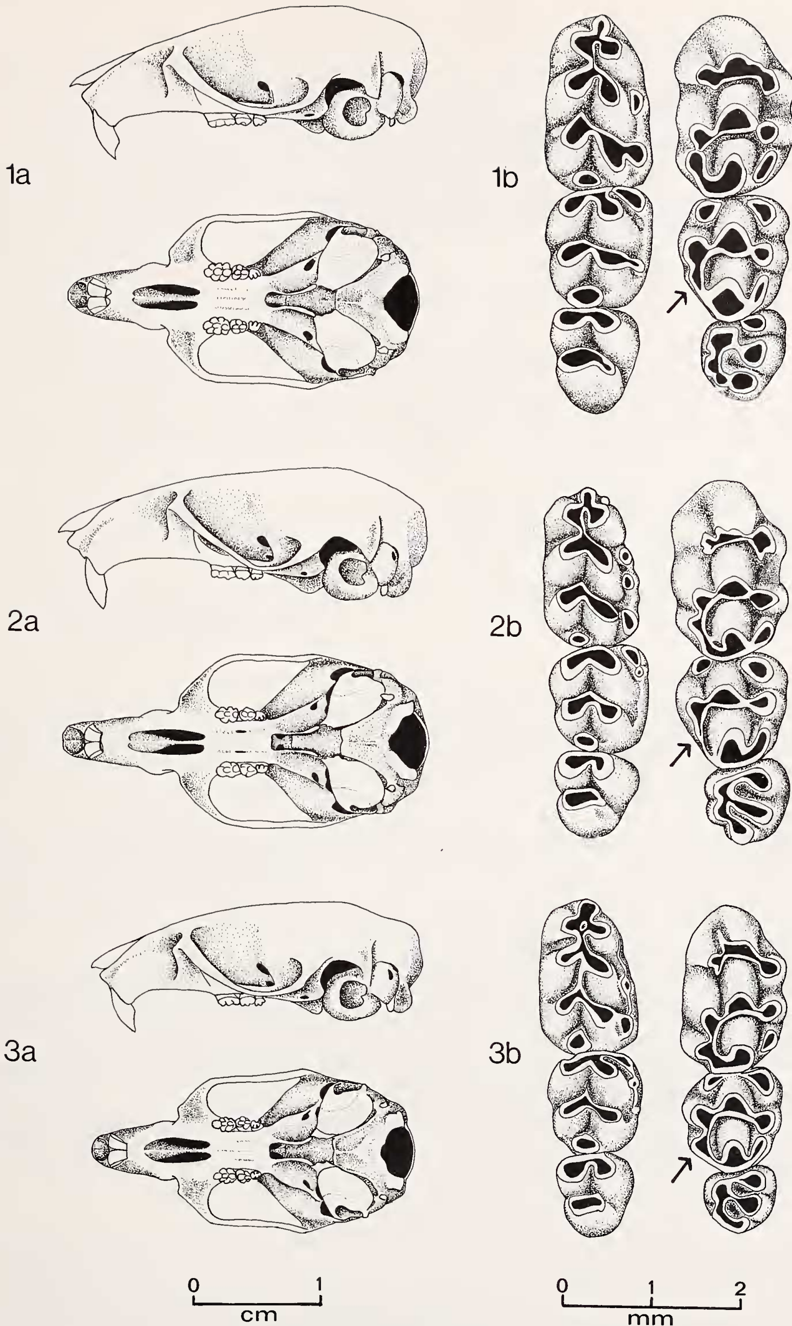


Abb. 1–3. Schädel und Gebisse syntopischer *Apodemus*-Arten aus Silbertal (Schädel) und Kleinwalsertal (Gebisse), Vorarlberg, Österreich. Schädel in Ansicht von lateral (oben) und ventral (unten). Untere (links) und obere (rechts) Molarenreihe in Ansicht von occlusal; die Pfeile markieren die Position des t9

Abb. 1. Apodemus flavicollis (a = SMF 73 393, b = SMF 70 794)

Abb. 2. Apodemus alpicola (a = SMF 73 388, b = SMF 70 807)

Abb. 3. Apodemus sylvaticus (a = SMF 68 682, b = SMF 59 949)

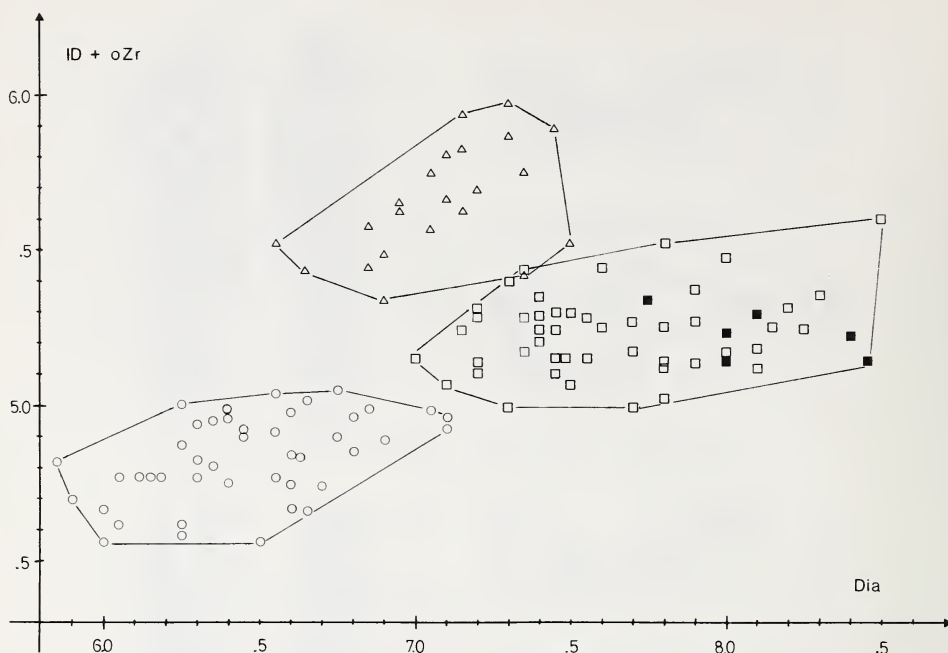


Abb. 4. Streudiagramm für die Diastemalänge und die Summe von oberer Zahnreihenlänge und Incisivendicke bei syntopischen Populationen von *Apodemus sylvaticus* (Kreise), *A. alpicola* (Quadrate) und *A. flavicollis* (Dreiecke) aus Silbertal und Kleinwalsertal, Vorarlberg, Österreich. Schwarze Quadrate bezeichnen *alpicola*-Paratypen aus dem Osterachtel, Allgäu, BRD. Die einzelnen Proben umfassen Tiere der Altersklassen 2–6

unabhängig bestimmt worden). Es ergibt sich eine nahezu überschneidungsfreie, nicht allometrisch bedingte Trennung der drei Punkteschwärme. Diese Maße am rostroventralen Schädelbereich (Abb. 5) sind – im Gegensatz etwa zur Hirnkapsel – sicher und reproduzierbar zu ermitteln, und sie sind auch an beschädigtem Sammlungsmaterial sowie an Schädelfragmenten aus Eulengewöllen meistens verfügbar.

Die Längen der Foramina incisiva von *alpicola* und *flavicollis* verhalten sich grundsätzlich wie das Diastemamaß, nur ist der Überschneidungsbereich größer. *A. sylvaticus* zeichnet sich durch lange Foramina incisiva aus, die bis zwischen die mesialen M1/-Wurzeln caudad reichen. Die Waldmaus besitzt durchschnittlich relativ längere Foramina incisiva als Alpenwaldmaus und Gelbhalsmaus.

Die Maße der Einzelzähne M1/ und M2/ spiegeln die Längenunterschiede der kompletten Zahnreihen zwischen den drei Arten wider. Der M3/ von *sylvaticus* hingegen ist durchschnittlich relativ kleiner als bei *alpicola* und *flavicollis* (Abb. 1–3, Tab. 1–2).

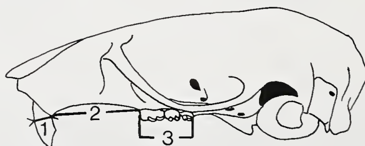


Abb. 5. Meßstrecken am *Apodemus*-Schädel zum Streudiagramm in Abb. 4. – 1 = Incisivendicke, 2 = Diastemalänge (Hinterrand Incisivenalveole – Vorderrrand M1/-Alveole einer Körperseite), 3 = obere Zahnreihenlänge (nach NIETHAMMER 1969, Abb. 1)

Molarenmorphologie

Die Höckermorphologie der Molaren stellt einen weiteren unabhängigen Merkmalskomplex dar. MICHAUX und PAQUIER (1974) fanden, daß der t9 (= distolabialer Höcker) am M2/ bei der Gelbhalsmaus häufig, bei der Waldmaus hingegen selten größenreduziert ist. Sie übertrugen diesen Befund auf pleistozäne europäische *Apodemus*-Populationen und schlossen, daß die Reduktion des t9 innerhalb der *flavicollis*-Entwicklungslinie ein abgeleitetes, modernes Merkmal darstellt. Die Ausprägung dieses Höckerchens am M2/ charakterisiert in unseren Proben nicht nur die Populationen von Wald- und Gelbhalsmaus, sie ist auch besonders kennzeichnend für *alpicola*.

Der t9 der Waldmaus ist ein rundlicher, ziemlich aufgeblähter Höcker, der sich in Occlusalansicht des Zahns nach labial vorwölbt (Abb. 3). Unter 46 als *sylvaticus* bestimmten Tieren befindet sich nur eines mit reduziertem t9.

Bei *flavicollis* liegt der t9 wohl noch höckerförmig vor, doch ist er mesiodistal gestreckt und wenig voluminös (Abb. 1). Der schlanke Höcker tritt an der Labialkontur des Zahns wenig hervor. Die Mehrzahl der Tiere zeigt diese typische Ausbildung; bei 6 Exemplaren ist der t9 mehr *sylvaticus*-ähnlich und bei einem mehr *alpicola*-ähnlich ausgebildet.

Der t9 von *alpicola* ist zu einem Kamm reduziert, in dessen Verlauf ein Höckerchen höchstens angedeutet ist (Abb. 2). Es gibt keine labiale Vorwölbung, sondern der M2/ verjüngt sich vom t6 an stetig nach distal. Von dieser kennzeichnenden Konfiguration weichen nur 5 (von 48) Tiere ab, deren t9 mehr in der für *flavicollis* bezeichnenden Weise ausgeprägt sind. Vier der 6 *alpicola*-Paratypen zeigen das typische Muster, und zwei besitzen schwach-höckerförmige t9.

Danksagung

Frau ANGELIKA HELFRICHT (Senckenberg-Museum) fertigte die Zeichnungen an. Herr Dr. HERBERT TICHY (Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen) bestimmte *alpicola*-Karyotypen, worüber er an anderer Stelle berichten wird. Herr Dr. RAINER HUTTERER (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) lieh *alpicola*-Paratypen aus und half bei der Beschaffung VON BURGscher Veröffentlichungen. Herr Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER (Zoologisches Institut der Universität, Bonn) las das Manuskript und gab Hinweise. Unterstützung bei der Feldarbeit erfuhren wir durch die Damen und Herren B. BOONSONG, PETRA FRIESLEBER, J. NABHITABATHA und HANNES STORCH. Allen sei hiermit herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Die ursprünglich als hochmontane Vertikalrasse von *Apodemus flavicollis* angesehene Alpenwaldmaus erweist sich als eine morphologisch gut charakterisierbare Art, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952. Sie konnte in den Nordalpen (Kleinwalsertal und Montafon, Vorarlberg, Österreich) syntopisch neben *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* nachgewiesen werden. Ihr Verbreitungsgebiet scheint auf die NW-Alpen beschränkt zu sein. Diagnostisch ist ein funktionell nicht korrelierter Merkmalskomplex von Färbung, Schädel- sowie Körperproportionen und Molarenmorphologie. Hiervon stellen die extreme Schwanzlänge, der verlängerte Gesichtsschädel und der reduzierte Höcker t9 des M2/ autapomorphe Merkmale dar, die *alpicola* gegenüber *sylvaticus* und *flavicollis* als höher spezialisiert ausweisen.

Literatur

BAUER, K.; KRAPP, F.; SPITZENBERGER, F. (1967): Säugetiere aus Vorarlberg. Ann. naturhist. Mus. Wien. 70, 55–71.

GEMMEKE, H.; NIETHAMMER, J. (1981): Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). Z. Säugetierkunde **46**, 162–168.

HEINRICH, G. (1951): Die deutschen Waldmäuse. Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr., **80**, 99–122.

— (1952): *Apodemus flavicollis alpicola*, N.N. J. Mammalogy **33**, 260.

HUTTERER, R. (1984): I. Säugetiere. In: Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenigs. Ed. by G. Rheinwald. Bonn. zool. Monogr. **19**, 9–48.

LEHMANN, E. VON (1973): Die Waldmäuse des unteren Engadins, des Münstertales und Bergells. Jber. naturforsch. Ges. Graubünden **95**, 1–8.

Lehmann, E. von; Knecht, H.-J. (1970): Die alpine Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis alpicola* Heinrich, 1951) in Silum. Jb. hist. Ver. Fürstentum Liechtenstein **69,** 277–281.

Michaux, J.; Pasquier, L. (1974). Dynamique des populations de Mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire. Bull. Soc. géol. France **16,** 431–439.

Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **7,** 77–127.

— (1978a): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) – Gelbhalsmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Ed. by J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Bd. **1** (I), 325–336.

— (1978b): *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Waldmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Ed. by J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Bd. **1** (I), 337–358.

Reinwaldt, E. (1955): Zur Kenntnis der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis alpicola* Heinrich, 1951. Säugetierkdl. Mitt. **3,** 151–154.

Steiner, H. M. (1968): Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). Z. wiss. Zool. **177,** 1–96.

— (1978): *Apodemus microps* Kratochvil und Rosicky, 1952 – Zwergwaldmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Ed. by J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Bd. **1** (I), 359–367.

Anschrift der Verfasser: Dr. Gerhard Storch und Otfried Lütt, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt/M. 1